Ueber den Einfluss der Dauer der Wuchsstoffeinwirkung auf das Wurzelwachstum

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Universität Basel

von

Albert Gast

aus Basel

Bern / Buchdruckerei Büchler & Co. / 1942

Genehmigt von der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
auf Antrag der Herren Professoren
Dr. M. Geiger-Huber und Dr. G. Senn.

Basel, den 20. November 1941.

Der Dekan: Prof. Dr. W. Kuhn.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Separatabdruck aus: „Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft"
1942, Band 52
(Als Sonderdruck ausgegeben am 11. Juli 1942)

Ueber den Einfluss der Dauer der Wuchsstoffeinwirkung auf das Wurzelwachstum.

Von *Albert Gast.*

Eingegangen am 14. April 1942.

Inhalt: Seite

Einleitung 441
Methodischer Teil 443
1. Grundzüge 443
2. Aufzucht der Keimwurzeln 444
3. Versuchsmethoden 444
a) Serienversuche 444
b) Einzelversuche mit Horizontalmikroskop 446
4. Verwendete Wuchsstoffe 448
5. Berechnung und Darstellung der Resultate 449
Experimentelle Ergebnisse 449
1. Vorversuche 449
2. Hauptversuche 452
a) Versuche mit Heteroauxin 452
b) Versuche mit anderen Wuchsstoffen 467
Allgemeine Betrachtungen 470
Zusammenfassung der Ergebnisse 472
Zitierte Literatur. 474

Einleitung.

Die Arbeiten von Amlong (1936), Fiedler (1936) und Geiger-Huber und Burlet (1936) zeigten zum erstenmal, dass β-Indolessigsäure auf das Wurzelwachstum nicht nur hemmend, sondern auch *fördernd* wirken kann; dadurch wurde das lange bestehende Problem der *qualitativ* verschiedenen Reaktionsweise von Spross und Wurzel auf Wuchsstoffe gelöst. Noch im Jahre 1935 hatte Czaja versucht, diese Kluft durch gewagte theoretische Ueberlegungen zu überbrücken; er führte nämlich die Reaktionsweise der Wurzel auf die Existenz zweier entgegengesetzt gerichteter Wuchsstoffströme zurück, die an und für sich wachstumsfördernd wirken, sich aber gegenseitig in ihrer Wirkung hemmen. Heute wissen wir, dass Spross und Wurzel auf Wuchsstoff prinzipiell gleich reagieren. Die Unterschiede im Verhalten der beiden Organe gegenüber Wuchsstoff sind nicht qualitativer, sondern quantitativer Natur (Geiger-Huber und Burlet, 1936, S. 244). Wuchsstoffkonzentrationen, welche das Sprosswachstum för-

dern, hemmen das Wurzelwachstum, während eine Wachstumsförderung der Wurzeln erst bei viel geringeren Konzentrationen erreicht wird. Würgler (1942) hat diese Gesetzmässigkeit für verschiedene Wuchsstoffe gezeigt und dadurch bewiesen, dass es sich dabei um eine allgemeine Erscheinung handelt.

Die Tatsache, dass derselbe Wuchsstoff im einen Fall hemmend, im andern aber fördernd wirkt, ist vorderhand unerklärlich, obwohl nicht einzig dastehend, wie analoge Erscheinungen aus der Pharmakologie zeigen.

Eine der wichtigsten Aufgaben der Wuchsstofforschung wird deshalb zweifellos darin bestehen, den Reaktionsmechanismus der Wuchsstoffwirkung aufzuklären. Da wir jedoch über die *Veränderungen* des Wuchsstoffes in der Pflanze, wie auch über die *Zellorte*, an denen er angreift, nur wenig wissen, ist die Lösung dieser Aufgabe sehr erschwert. Bekannt ist allerdings, dass der Wuchsstoff im pflanzlichen Organismus durch einen dem Wesen nach noch völlig unbekannten Vorgang « inaktiviert » wird, so dass sich seine Wirkung mit der Zeit ändert. Auch lassen sich aus der Literatur einige auf den Reaktionsverlauf und die Geschwindigkeit des Reaktionseintritts bezügliche Hinweise beibringen. Z. B. stellte Nielsen (1930) bei seinen Untersuchungen über die Wirkung des Rhizopins auf das Wachstum der Wurzeln von Lupinus albus und Vicia faba fest, dass 20—30 Minuten nach Beginn der Rhizopineinwirkung das Wachstum eine bedeutende Hemmung erfährt und schliesslich ganz eingestellt wird. Nach Entfernung des Wuchsstoffes nehmen die Wurzeln das Wachstum wieder auf, so dass es nach einiger Zeit wieder annähernd den normalen Wert erreicht. Jost und Reiss (1936) fanden, dass Avenakoleoptilen schon im Verlauf einer Stunde soviel Wuchsstoff aufnehmen, dass eine maximale Förderung des Wachstums erzielt wird. Wurzeln zeigten nach halbstündiger Einwirkung starker Heteroauxinlösungen dauernde oder im Verlauf einiger Tage abflauende Hemmungen im Wachstum; mikroskopische Zuwachsbestimmungen ergaben ähnliche Resultate. Bei Zugabe verdünnter Heteroauxinlösungen folgte der anfänglichen Hemmung wieder eine Zunahme des Wachstums, die durch mehrfache Erneuerung der Wuchsstofflösung verhindert werden konnte. Geiger-Huber und Burlet (1936, S. 240 ff.) machten die Beobachtung, dass der Hemmungsgrad bei Wurzeln, die während längerer Zeit in nicht allzu konzentrierten Heteroauxinlösungen kultiviert wurden, mit der Zeit eine Abnahme erfährt und die Hemmung sogar in eine Förderung umschlagen kann. Sie schliessen daraus, dass der Wuchsstoff im Laufe der Kultur verbraucht, zerstört oder doch fixiert wird.

Aus diesen Angaben der Literatur geht hervor, dass die Pflanze im Verlaufe ihres. durch den Wuchsstoff veränderten Wachstums den Wuchsstoff offenbar selbst verändert, so dass bald rascher, bald lang-

samer, eine Aenderung seines Wirkungsgrades und sogar seiner Wirkungsweise eintreten kann. Wenn es nun gelingt, den Ablauf des durch Wuchsstoff veränderten Wachstums genau zu verfolgen und die quantitativen, eventuell qualitativen Aenderungen zu bestimmen, so wird dies zweifellos zu einer besseren Kenntnis des Reaktionsmechanismus der pflanzlichen Wuchsstoffe führen.

Folgende Beobachtung schien den Weg zur entsprechenden experimentellen Untersuchung des Reaktionsablaufs freizumachen : Wird eine wachstumsfähige Wurzel *kurze* Zeit in eine geeignete Wuchsstofflösung eingetaucht, so zeigt sich eine sofort einsetzende Hemmung, die bald zurückgeht und in eine Förderung umschlagen kann, d. h. der Reaktionsablauf erfolgt so rasch, dass er gut verfolgt werden kann. Diese Beobachtung ermöglicht es, der Frage nachzugehen, wie rasch die Reaktion auf Zusatz von Wuchsstoff ausgelöst wird und wie gross Dauer und Grad der Wuchsstoffwirkung (Hemmung, Förderung) sind. Durch Veränderung der Wuchsstoffkonzentration und Dauer der Darbietung ist es möglich, einen weitern Einblick in den Reaktionsablauf zu erhalten. Ueber solche Versuche soll im folgenden berichtet werden.

Methodischer Teil.

1. Grundzüge.

Die Versuche wurden mit normalen, nicht dekapitierten Wurzeln von *Zea Mays* durchgeführt; diese blieben während der ganzen Versuchsdauer mit Korn und Koleoptile in Verbindung. Das Arbeiten mit ganzen Keimpflanzen hatte für die vorliegenden Versuche verschiedene Vorteile :

1. kann keine Beeinträchtigung der Wuchsstoffwirkung durch die Verwundung eintreten, da die Pflanze nicht verletzt wird. Thimann (1934) und Fiedler (1936) z. B. zeigten, dass bei Verletzungen Oxydasen die Wuchsstoffreaktion beträchtlich stören können,
2. wird die Ernährung der Wurzel vom Korn aus besorgt. Abgeschnittene Wurzeln dagegen müssten mit Kohlehydraten ernährt werden, da sie sonst schlecht wachsen (Würgler 1942). Um Bakterienwirkung auszuschliessen, hätte dies in steriler Organkultur zu erfolgen (Geiger-Huber und Burlet 1936; Burlet 1940),
3. kann die Wuchsstoffdarbietung (Behandlungszeit) beliebig variiert werden, was in Organkultur aus technischen Gründen kaum möglich wäre.
4. können die Wurzeln in feuchter Luft gehalten werden, so dass die Längenmessung sehr einfach ist.

Würgler (1942) hat gezeigt, dass in Organkultur gezogene Wurzeln, die bei Versuchsbeginn eine ungleiche Länge haben, d. h. also vorher verschieden rasch gewachsen sind, auch weiterhin ein *ungleiches* Wachstum aufweisen. Es wurde daher angestrebt, die Versuche mit möglichst gleich langen Wurzeln durchzuführen. Voraussetzung ist die Verwendung eines gut und gleichmässig keimenden Saatgutes; dieses stand mir im « *gelben Rheintalermais* » zur Verfügung, der in zuvorkommender Weise vom VSG Buchs (Verband landwirtschaftlicher Genossenschaften des Kantons St. Gallen und benachbarter Gebiete) zur Verfügung gestellt wurde. Eine weitere Notwendigkeit zur Erlangung exakter Werte sind völlig gerade gewachsene Wurzeln, da durch Krümmungen genaue Längenmessungen oft verunmöglicht werden.

Die Längenzunahme wurde entweder mit einem Maßstab oder mit Hilfe eines Horizontalmikroskopes bestimmt.

Die Ausführung der Versuche, wie auch die Aufzucht der Keimpflanzen, erfolgte in einer durch elektrische Temperaturregulierung auf $20 \pm 0{,}5°$ C gehaltenen Dunkelkammer.

Die Wuchsstofflösungen wurden aus 10^{-4} mol Stammlösungen in Aqua dest. durch Verdünnen mit 0,5 ‰ Pfeffer-Robbinsscher Nährlösung (Robbins 1922, S. 378) hergestellt, um eventuelle Schädigungen durch eine nicht ausbalancierte Lösung auszuschalten. Für jeden Versuch kamen frisch hergestellte Lösungen zur Verwendung (pH = 6,2—6,4). Die Wuchsstoffdarbietung erfolgte in der Weise, dass entweder die vordersten 10 mm der Wurzel in die Wuchsstofflösung eingetaucht wurden oder aber, dass diese über die Wurzel hinwegströmte.

2. Aufzucht der Keimwurzeln.

Vor der Aussaat werden die Körner in der von Burlet (1940) angegebenen Apparatur unter Durchperlen von Luft während 36 bis 48 Stunden vorgequollen. In eine gut durchfeuchtete Torf-Sand-Mischung werden Löcher gestossen und die Körner so auf diese Löcher gesetzt, dass die keimenden Wurzeln in die Hohlräume hineinwachsen. Vorversuche haben ergeben, dass auf diese Weise die Wurzeln in *grösserer* Anzahl gerade auswachsen, als wenn sie sich den Weg durch die Torf-Sand-Mischung selbst bahnen müssen.

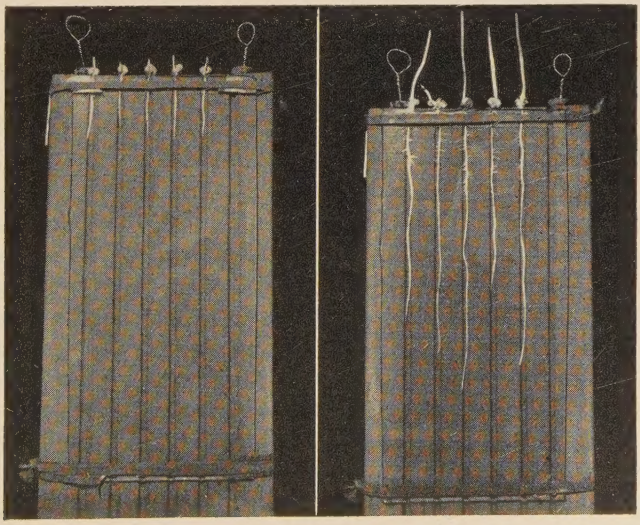
3. Versuchsmethoden.

a) Serienversuche.

Als geeignetes Ausgangsmaterial erwiesen sich gerade gewachsene Wurzeln von 2,5—3,5 cm Länge. Der Wuchsstoff wird ihnen dargeboten, indem man sie während bestimmter Zeit 10 mm tief in die Lösungen eintaucht. Zu diesem Zweck kommen die Wurzeln in Glasröhrchen von

geeignetem Durchmesser, die etwas kürzer als die Wurzeln sind und die zu einem Bündel vereinigt, in Kristallisierschalen mit den entsprechenden Wuchsstofflösungen gestellt werden. Die Schichthöhe der Flüssigkeit wird so gewählt, dass unter Berücksichtigung des kapillaren Aufsteigens der Lösung in den Röhrchen nur die vordersten 10 mm der Wurzeln mit dem Wuchsstoff in Berührung kommen; in gleicher Weise werden die Kontrollen mit 0,5 ‰ Pfeffer-Robinsscher Nährlösung behandelt. Diese Arbeitsweise ermöglicht eine beliebige Variation der Darbietungszeit und garantiert ein gleich langes und gleich tiefes Eintauchen sämtlicher Wurzeln.

Nach der Wuchsstoffbehandlung werden die Keimpflanzen gründlich mit Nährlösung abgespült und die anhaftende Flüssigkeit hernach mit reinem Filterpapier entfernt. Nun erhalten die Wurzeln mit einer feinen, in Methylenblaupulver getauchten Nadel in 1,5 cm Abstand von der Spitze einen *leichten Stich*. Dieser ist durch den blau gefärbten Hof gut erkennbar und dient als Messmarke. Er hat Tuschemarken gegenüber den Vorteil, dass er sehr fein ist und auch bei längerer Versuchsdauer nicht verwischt. Der Abstand von 1,5 cm von der Spitze wurde gewählt, um die Wachstumszone, die bei Maiswurzeln ca. 10 mm lang ist, nicht zu verletzen. Irgendwelche Störungen des Wachstums (z. B. Krümmungen) infolge des Stiches habe ich nie beobachtet. Nach der oben beschriebenen Behandlung und Markierung kommen die Wurzeln



Figur 1.

Serienversuch: keimender Mais auf Tonziegeln.
Links: bei Versuchsbeginn.
Rechts: 3 Tage nach Versuchsbeginn.

wieder in vorbereitete Löcher einer *gut durchfeuchteten* Torf-Sand-Mischung, wo sie sehr gut und meistens gerade weiterwachsen. Zur Messung werden sie herausgezogen und der Zuwachs mit Maßstab und Lupe bestimmt.

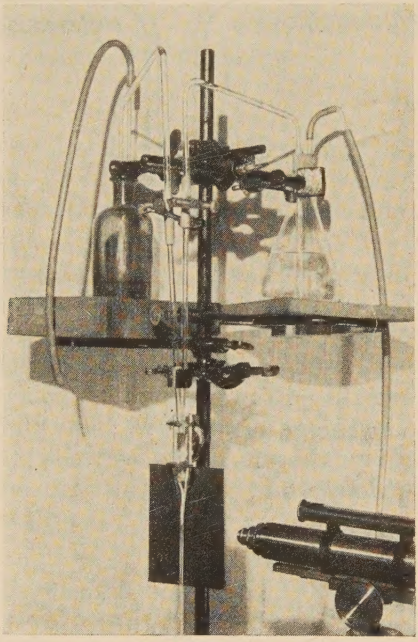
Die erste Messung erfolgte meist nach 1 ½ Stunden. Normalerweise dauerten die Versuche 48 Stunden und mussten dann abgebrochen werden, weil die Wurzelspitzen inzwischen den Boden der verwendeten Schale erreicht hatten.

Um die Messungen aber über eine noch längere Zeit ausdehnen zu können, wurde eine *zweite* Methode ausgearbeitet, die erlaubt, das Wachstum der Wurzeln während *mehrerer Tage* zu verfolgen. Zu diesem Zweck bringt man die Keimpflanzen auf flache, mit Rillen versehene und vorher gut befeuchtete Tonziegel. Die mit den Wurzeln belegte Ziegelseite wird mit einer Glasplatte abgedeckt, welche durch Gummibänder und kleine Stifte, die Verschiebungen verhindern, befestigt wird. Ein Diamantstrich auf der Scheibe dient als Messmarke (Fig. 1). In einem grossen Aquariumbassin, das etwa 3—4 cm hoch mit Wasser gefüllt ist, werden die Ziegel in leichter Schräglage aufgestellt. Infolge der Porosität des Tons saugen die Ziegel ständig Wasser nach, so dass sich die Wurzeln unter der Glasplatte in einem feuchtigkeitsgesättigten Raum befinden. Die durch die Schrägstellung bewirkte geotropische Reizlage zwingt die Wurzeln in den Rillen zu wachsen, wodurch Krümmungen weitgehend verhindert werden.

b) Einzelversuche mit Horizontalmikroskop.

Um den Zeitpunkt des ersten Eintretens der Wuchsstoffwirkung sowie den genauen Verlauf der Wachstumsreaktion bestimmen zu können, musste eine Methode gefunden werden, die erlaubt, den Zuwachs in *kurzen* Zeitintervallen zu messen. Für diese Messungen wurde die in Fig. 2 dargestellte Einrichtung verwendet. Im wesentlichen besteht sie aus einem dünnen Glasrohr und einem weiten, das daran angeschmolzen ist. Das ganze trichterartige System wird senkrecht montiert. In das obere, weite Rohr führen zwei fein ausgezogene Zuleitungen, die mit zwei Flaschen in Verbindung stehen, von denen die eine wuchsstoffhaltige, die andere wuchsstofffreie 0,5 ‰ Pfeffer-Robinssche Nährlösung enthält. Fig. 3 zeigt wie das keimende Maiskorn in den «Trichter» eingeführt wird. Der Zufluss aus der Flasche mit der reinen Nährlösung wird so eingestellt, dass alle 10—15 Sekunden ein Tropfen über die Wurzel fliesst, wodurch diese konstant feucht gehalten wird. Eine an das freie Ende der engen Röhre angeschlossene Wasserstrahlpumpe erzeugt einen schwachen Luftstrom, der der wachsenden Wurzel eine ausreichende Sauerstoffzufuhr sichert und zugleich die eintropfende Flüssigkeit wieder entfernt, so dass sie nicht zwischen Wurzel und Glas-

rohr hängen bleiben und eventuell den Gasaustausch der Wurzel stören kann. Durch Oeffnen der Zuleitung zur andern Flasche fliesst die *Wuchsstofflösung* über Korn und Wurzel und kann während der ganzen, beliebig variierbaren Durchflusszeit auf das Organ einwirken. Nach der Wuchsstoffdarbietung wird sofort kräftig mit Nährlösung nachgespült, damit nicht die an den Glasröhren und der Wurzel haftende Wuchsstofflösung nachträglich noch zur Wirkung kommen kann. Der Zuwachs



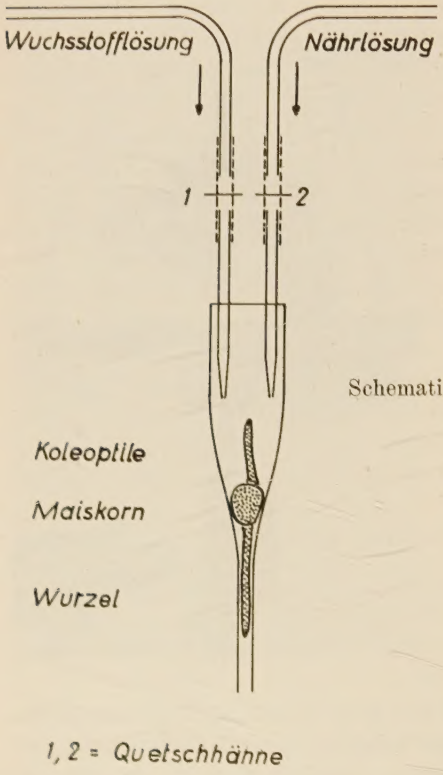
Figur 2.
Einzelversuch: Apparatur zur Wuchsstoffbehandlung und Messung einer Keimwurzel.

der Wurzel wird alle Viertelstunden mit dem Horizontalmikroskop bestimmt. Die abgelesenen Zuwachswerte können durch Krümmungen der Wurzel erheblich gefälscht werden. Es ist deshalb wichtig, den Durchmesser der Röhren so eng zu wählen, dass — ohne Beeinträchtigung des Wachstums — Krümmungen ausgeschlossen sind. Gute Resultate habe ich mit Röhren von 1,2 mm innerem Durchmesser erhalten.

Diese Methode hat den Serienversuchen gegenüber den Nachteil, dass jeweils nur *eine* Wurzel beobachtet werden kann. Durch mehrfache Wiederholung der Versuche wird dieser Mangel jedoch weitgehend behoben. Dem erwähnten Nachteil steht aber ein wesentlicher Vorteil gegenüber. Da das Horizontalmikroskop Messungen in *kurzen* Zeitintervallen gestattet, kann der ganze Wachstumsvorgang praktisch *lückenlos* verfolgt werden. Dies ist bei den Serienversuchen nicht in dem Masse möglich; vor allem können die ersten Reaktionen gar nicht

erfasst werden, da die Messintervalle erheblich grösser gewählt werden müssen, um bei der Zuwachsbestimmung mit dem Maßstab gut messbare Differenzen zu erhalten.

Bei den Serienversuchen wird das Verhalten behandelter Wurzeln mit demjenigen unbehandelter Kontrollwurzeln verglichen. Bei den zuletzt besprochenen Einzelversuchen dagegen wird das Wachstum *nach* der Wuchsstoffbehandlung auf das Wachstum *vor* der Wuchsstoff-



Figur 3.
Schematische Darstellung der in Figur 2 wiedergegebenen Apparatur.

behandlung bezogen; dieselbe Wurzel dient also zugleich als Versuchsobjekt und zur Kontrolle.

4. Verwendete Wuchsstoffe.

Die Mehrzahl der Versuche wurde mit synthetischer β-Indolylessigsäure (Heteroauxin) der Firma F. Hoffmann-La Roche & Cie. AG., Basel, durchgeführt. Weiter kamen zur Verwendung : α-Naphthylessigsäure, β-Indolpropionsäure der gleichen Firma, sowie ein Präparat von cis-Zimtsäure (vom Smp. 67° C), das ich der Freundlichkeit von Herrn Prof. Erlenmeyer, Basel, verdanke.

5. Berechnung und Darstellung der Resultate.

Die Berechnung und Darstellung der Resultate erfolgte für alle Versuche in der gleichen Weise. Die Wirkung, d. h. Hemmung oder Förderung des Wachstums der wuchsstoffbehandelten Wurzeln wurde bei den *Serienversuchen* auf das Wachstum der unbehandelten Kontrollwurzeln bezogen; bei den *Einzelversuchen* wurde das Wachstum der Wurzel *vor* und *nach* der Behandlung miteinander verglichen. Die Berechnung der Wirkung (W) in % erfolgte nach der Formel (Geiger-Huber und Burlet 1936, S. 243):

$$W = \frac{Z_w - Z_k}{Z_k} \cdot 100$$

Z_w = Zuwachs mit Wuchsstoff
Z_k = „ ohne „

Ist der Wert für W negativ, so handelt es sich um eine Hemmung, ist er positiv, so haben wir eine Förderung; ist keine Wirkung der Wuchsstoffbehandlung vorhanden — also Wachstum von Versuch und Kontrolle gleich — so hat W den Wert null.

Für die Bestimmung des Zuwachses gibt es zwei Möglichkeiten. Es kann entweder der Zuwachs in den einzelnen Messintervallen *(Partialzuwachs)* oder aber der Zuwachs der ganzen Versuchsperiode *(Totalzuwachs)* bestimmt werden. Der Totalzuwachs ist die Summe aller Partialzuwachswerte bis zum entsprechenden Zeitpunkt. Die Bestimmung des Partialzuwachses gibt allein die Möglichkeit, eventuelle Wachstumsdifferenzen in den einzelnen Zeitabschnitten einer längeren Versuchsperiode klar zu erkennen. Bei der Ermittlung des Totalzuwachses werden diese Differenzen verwischt.

Experimentelle Ergebnisse.

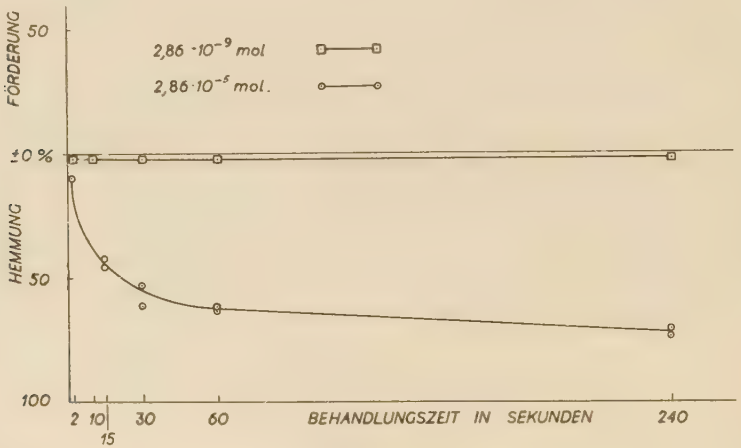
1. Vorversuche.

Einige Autoren (Cholodny 1924, 1928; Nagao 1936, 1937; van Raalte 1937; Boysen-Jensen 1936) sind auf Grund ihrer Untersuchungen zur Ansicht gekommen, dass die Wurzelspitzen verschiedener Pflanzen Wuchsstoff zu *bilden* vermögen, während andere Forscher (F. W. Went 1932; Gorter 1932; Thimann 1934; Fiedler 1936) auf dem Standpunkt stehen, dass der in der Wurzel vorkommende Wuchsstoff nicht dort produziert werde, sondern aus dem Samen stamme. Es ist nun ganz verständlich, dass man — gestützt auf die zuerst erwähnten Ergebnisse — versuchte, bei Wuchsstoffuntersuchungen die nicht erfassbare Tätigkeit der Wurzelspitze durch Dekapitation auszuschalten. Es besteht aber auch bei Entfernung der Wurzelspitze immer noch die Möglichkeit einer unkontrollierbaren Wuchsstoffversorgung der Wurzel vom Samen her, falls nicht mit isolierten Wurzeln gearbeitet wird. Eine weitere Fehlerquelle liegt in der Ausführung der Dekapitation selbst.

Wird diese Operation nicht mit äusserster Sorgfalt durchgeführt, so können schwere Störungen des Wachstums auftreten (Nielsen 1930, S. 176); Cholodny (1929, S. 470) bemerkt mit Recht, dass « die dekapitierte Wurzel ein ziemlich launenhaftes Gebilde » sei. Dazu kommt noch die Möglichkeit einer Beeinträchtigung der Wuchsstoffwirkung durch bei Verletzungen entstehende Wundstoffe (Thimann 1934; Fiedler 1936).

Diese Gründe bestimmten mich, bei meinen Untersuchungen mit *ganzen* Keimpflanzen zu arbeiten. Vorversuche mit dekapitierten Wurzeln hatten lediglich den Zweck, eventuelle Unterschiede im Verhalten dekapitierter und normaler Wurzeln nach kurzfristiger Wuchsstoffbehandlung festzustellen.

Im folgenden sei kurz der Arbeitsgang bei den Versuchen mit dekapitierten Wurzeln beschrieben. Mit einer Rasierklinge wurden 2—3 cm



Figur 4.

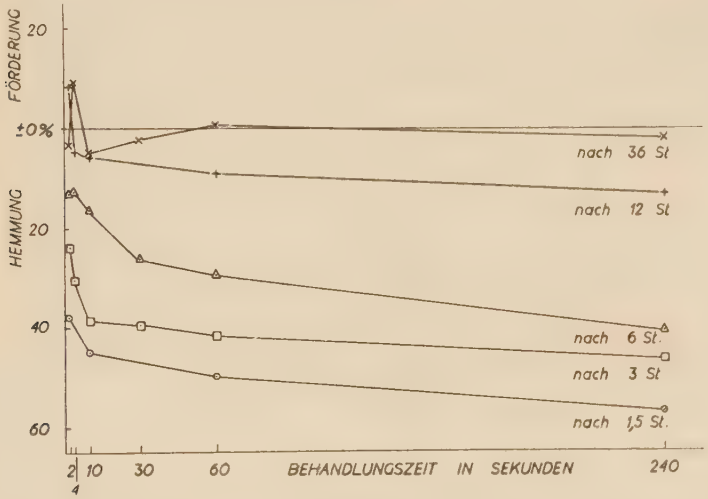
Wirkung von Heteroauxin auf das Wachstum dekapitierter Maiswurzeln. Messung 3 Stunden nach Wuchsstoffbehandlung.

lange Wurzeln von Zea Mays entspitzt und in üblicher Weise in vorbereitete Löcher einer Torf-Sand-Mischung gesteckt. Nach Ablauf von drei Stunden erfolgte die Wuchsstoffbehandlung nach der auf S. 444 ff. beschriebenen Methode und nach weiteren drei Stunden die Zuwachsbestimmung.

Fig. 4 zeigt das Resultat eines Versuchs mit *dekapitierten* Wurzeln. Bei Verwendung von $2{,}86 \cdot 10^{-5}$ mol Heteroauxin tritt schon bei einer Einwirkungszeit von 2 Sekunden eine deutliche Hemmung des Zuwachses ein, die sich mit zunehmender Behandlungsdauer verstärkt. Dauert die Behandlungszeit länger als 60 Sekunden, so ist die Zunahme der Hemmung nur noch gering. Bei Verwendung einer $2{,}86 \cdot 10^{-9}$ mo-

laren Lösung, die nach Geiger-Huber und Burlet (1936) bei Dauerversuchen eben noch schwach hemmt, zeigt sich hier keine Wirkung. Derselbe Versuch wurde auch mit $2{,}86 \cdot 10^{-11}$ mol Heteroauxin durchgeführt. Die erzielten Förderungen waren jedoch bei so kurzen Behandlungszeiten sehr schwankend, so dass ich auf eine Wiedergabe der Resultate verzichte. Möglicherweise sind diese Wirkungsschwankungen sonst fördernder Konzentrationen darauf zurückzuführen, dass sich die in der Pflanze vorhandene Menge körpereigenen Wuchsstoffes bereits störend bemerkbar macht.

In Fig. 5 sind die Verhältnisse bei *nicht dekapitierten* Wurzeln dargestellt. Ein Vergleich der drei Stunden nach der Wuchsstoffbehandlung erhaltenen Kurve mit derjenigen in Fig. 4 zeigt, dass sich bei normalen Wurzeln ähnliche Resultate ergeben. Auch hier nimmt die Hemmung mit zunehmender Behandlungszeit zu.



Figur 5.

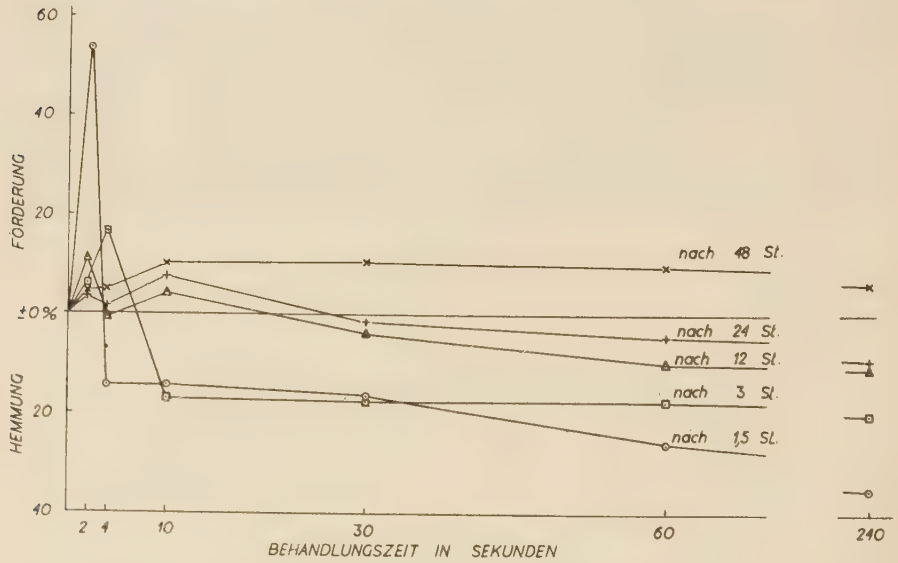
Wuchsstoffwirkung in Abhängigkeit von Behandlungszeit und Versuchsdauer (1,5—36 Stunden).
Wuchsstoff: $2{,}86 \cdot 10^{-5}$ mol Heteroauxin.

Auf Grund dieser Resultate beschränkte ich mich in den Hauptversuchen auf die Verwendung von *nicht* dekapitierten Wurzeln und weiterhin auf Wuchsstoffkonzentrationen, die bei *dauernder* Einwirkung *Hemmungen* verursachen, da sie in meinen Versuchen zu klareren Ergebnissen führten.

2. Hauptversuche.

a) Versuche mit Heteroauxin.

Auf die Beziehung zwischen Wuchsstoffwirkung und Behandlungszeit wurde bereits hingewiesen. Wie Fig. 5 zeigt, ist die Wirkung aber nicht nur von der *Behandlungszeit*, sondern auch von der *Versuchsdauer*

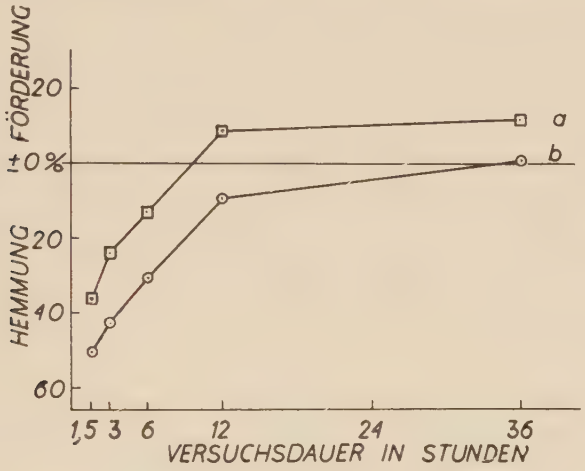


Figur 6.

Wuchsstoffwirkung in Abhängigkeit von Behandlungszeit und Versuchsdauer (1,5—48 Stunden).
Wuchsstoff: $2{,}86 \cdot 10^{-7}$ mol Heteroauxin.

abhängig, d. h. vom Zeitpunkt der Beobachtung des Reaktionsablaufes. Der für eine bestimmte Behandlungszeit und eine bestimmte Wuchsstoffkonzentration erreichte *Hemmungsgrad* ist keine feststehende Grösse, sondern eine *Funktion der Versuchsdauer. Mit der Zeit nimmt nämlich die Hemmung ab, verschwindet schliesslich und kann sogar in eine Förderung umschlagen.* Bei kurzen Behandlungszeiten, z. B. 2 Sekunden, wird das normale Wachstum, resp. eine Förderung rascher erreicht als bei längerer Einwirkungsdauer (siehe Fig. 5). Von besonderem Interesse ist die Wirkung von $2{,}86 \cdot 10^{-7}$ mol Heteroauxin (Fig. 6). 1 ½ Stunden nach der Wuchsstoffbehandlung findet man bei 2 Sekunden dauernder Behandlung keine Hemmung, sondern eine ausgeprägte Förderung (53 % gegenüber der Kontrolle). Eine von 4 bis 240 Sekunden gesteigerte Behandlung bewirkt eine zunehmende Hemmung. Mit längerer Versuchsdauer verändert sich nun dieses Bild

wesentlich. Nach 3 Stunden ist die bei 2 Sekunden dauernder Darbietung erreichte Förderung zurückgegangen, dafür zeigen die während 4 Sekunden behandelten Wurzeln ein gegenüber den Kontrollen gesteigertes Wachstum. Die Hemmungen nach längeren Einwirkungszeiten sind geringer geworden. 48 Stunden nach der Wuchsstoffzugabe wachsen die Wurzeln aller Behandlungszeiten etwas stärker als die Kontrollen.



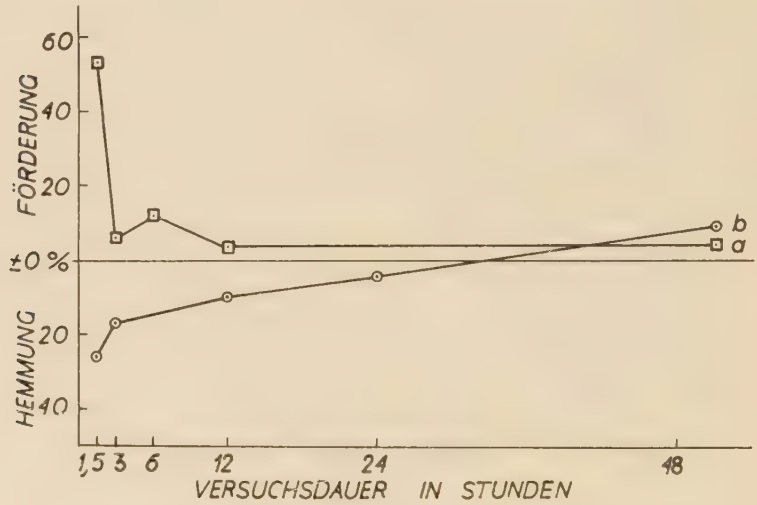
Figur 7.

Abhängigkeit der Wuchsstoffwirkung von der Versuchsdauer.
Wuchsstoff: $2{,}86 \cdot 10^{-5}$ mol Heteroauxin.
a: Behandlungszeit 2 Sek.
b: Behandlungszeit 60 Sek.

Die Fig. 7—10 geben Aufschluss über die Veränderung der Wuchsstoffwirkung mit zunehmender Versuchsdauer, und zwar für verschiedene Konzentrationen und Behandlungszeiten. Die Wirkungskurven zeigen in allen Fällen:

1. dass die Wuchsstoffwirkung (Hemmung oder Förderung) mit der Dauer der Versuche abnimmt,
2. dass die Wirkung bei kurzen Behandlungszeiten rascher zurückgeht als bei längern,
3. dass die Hemmung in eine Förderung übergehen kann,
4. dass der erreichte Wirkungsgrad bei Versuchsbeginn (d. h. 1 ½ Stunden nach der Wuchsstoffdarbietung) in erster Linie von der verwendeten Wuchsstoff*konzentration* abhängt (Fig. 9),
5. dass das normale Wachstum, resp. der Wirkungsumschlag umso rascher erreicht wird, je geringer die Wuchsstoffkonzentration ist.

Die festgestellte Abnahme der durch Wuchsstoffzugabe bewirkten Wachstumshemmung und der Umschlag der Wirkung in eine Förderung kann durch die Annahme erklärt werden, dass der von der Wurzel aufgenommene Wuchsstoff im Laufe des Wachstums « inaktiviert » wird. Dieser Inaktivierungsvorgang vermindert die in der Pflanze vorhandene Wuchsstoffmenge, so dass die ursprünglich *hemmend* wirkende Konzen-



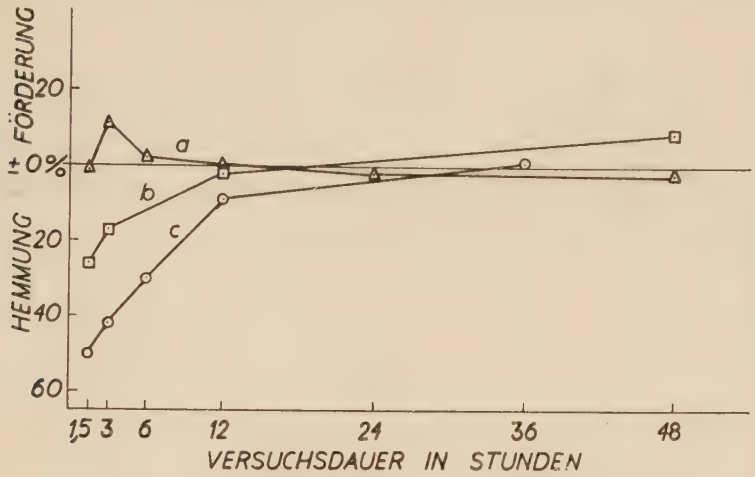
Figur 8.
Abhängigkeit der Wuchsstoffwirkung von der Versuchsdauer.
Wuchsstoff: $2{,}86 \cdot 10^{-7}$ mol Heteroauxin.
a: Behandlungszeit 2 Sek.
b: Behandlungszeit 60 Sek.

tration zu einer wachstums*fördernden* wird. In diesem Zusammenhang ist das mit $2{,}86 \cdot 10^{-7}$ mol Heteroauxinlösung erhaltene Resultat von besonderer Bedeutung (Fig. 8). Geiger-Huber und Burlet (1936) und Amlong (1936) konnten einwandfrei zeigen, dass diese Wuchsstoffkonzentration bei langer Darbietung, 48 resp. 3 Stunden, das Wurzelwachstum *hemmt*. Wird die Darbietungszeit der gleichen Konzentration auf 2 Sekunden beschränkt, so finden wir nach 1½ Stunden keine Hemmung, sondern eine ausgeprägte *Förderung* des Wachstums. Die von den Wurzeln in dieser Zeit aufgenommene Wuchsstoffmenge wird relativ gering sein. Durch die Inaktivierung wird sie offenbar derart rasch vermindert, dass bereits 1½ Stunden nach der Zugabe am Reaktionsort eine fördernde Konzentration erreicht wird.[1] Bei län-

[1] Dass tatsächlich während der Behandlungszeit von zwei Sekunden soviel Wuchsstoff aufgenommen wird, dass zuerst eine Hemmung entsteht, zeigen Versuche mit kürzeren Messintervallen (siehe Fig. 14).

geren Einwirkungszeiten bleibt die Hemmung entsprechend länger erhalten.

Besonders klar kommt die Aenderung der Wirkung zum Ausdruck, wenn an Stelle des Totalzuwachses der Partialzuwachs bestimmt wird. In Fig. 10 z. B. ist der Reaktionsverlauf nach 60 Sekunden dauernder Behandlung mit $2{,}86 \cdot 10^{-5}$ mol Heteroauxin dargestellt. Die auf Grund



Figur 9.

Abhängigkeit der Wuchsstoffwirkung von Versuchsdauer und Wuchsstoffkonzentration.

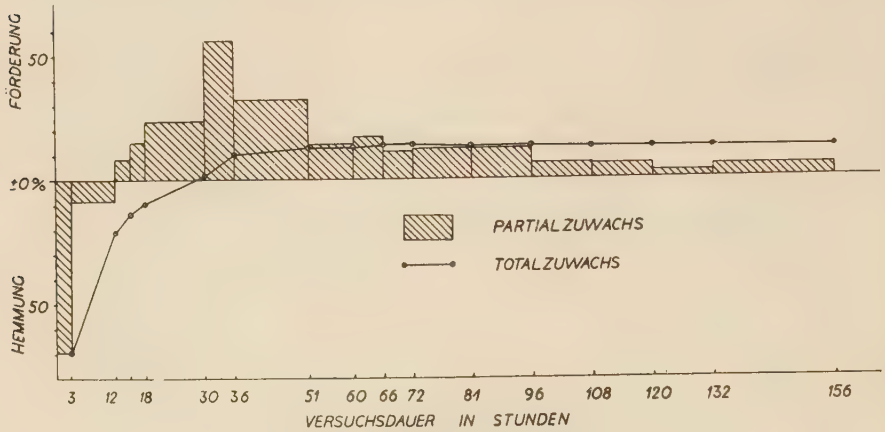
Wuchsstoff: Heteroauxin.

a: $2{,}86 \cdot 10^{-9}$ mol
b: $2{,}86 \cdot 10^{-7}$ mol Behandlungszeit 60 Sek.
c: $2{,}86 \cdot 10^{-5}$ mol

des Totalzuwachses bestimmte Wirkungskurve zeigt auch hier eine kontinuierliche Abnahme der Hemmung und den Uebergang in eine dauernde, wenn auch schwache Förderung. Wird der Partialzuwachs aufgetragen, so finden wir ein wesentlich verändertes Bild. Die bei Versuchsbeginn 70 % betragende Hemmung nimmt sehr rasch ab, und schon nach 12 Stunden hat eine leichte Förderung eingesetzt, die sich weiter verstärkt und zwischen 30 und 37 Stunden ihr Maximum (56 %) erreicht. Die Förderung klingt später wieder ab, lässt sich aber noch nach 7 Tagen nachweisen. Diese anscheinend *bleibende* Wachstumsdifferenz zwischen behandelten und Kontrollwurzeln ist allerdings, wie auch andere Versuche zeigten, kaum mehr signifikant, da sich mit zunehmender Versuchsdauer die Streuung der Zuwachswerte verstärkt, trotz sorgfältigster Auswahl des Versuchsmaterials. Wesentlich ist je-

doch, dass einer Periode der Wachstumshemmung tatsächlich eine solche der Wachstumsförderung folgt.

Um nun den in grossen Zügen festgestellten Reaktionsablauf noch weiter analysieren zu können, war es nötig, nach einer Methode zu suchen, die erlaubt, den Zuwachs in kurzen Zeitintervallen zu messen.



Figur 10.

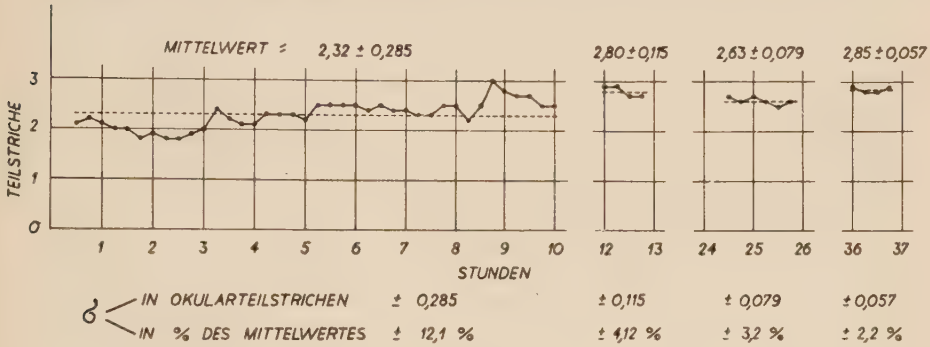
Aenderung der Wuchsstoffwirkung bei langer Versuchsdauer. Vergleich zwischen Total- und Partialzuwachs.
Wuchsstoff: $2{,}86 \cdot 10^{-5}$ mol Heteroauxin.
Behandlungszeit: 60 Sek.

Durch Verwendung des Horizontalmikroskopes nach der auf S. 446 ff. beschriebenen Methode ist es möglich, den Reaktionsverlauf vom *Beginn* der Wuchsstoffeinwirkung an sozusagen *lückenlos* zu verfolgen.

Das Wachstum der Wurzeln, direkt nach dem Einbringen in das Glasrohr der Apparatur, ist zwar meist etwas geringer als normal. Diese durch den Milieuwechsel bedingte Differenz wird aber bald ausgeglichen, und das Wachstum wird dann während längerer Zeit konstant; später tritt eine leichte Tendenz zur Wachstumssteigerung auf, wie sie auch von Jost und Reiss (1936) beobachtet wurde. Diese nachträgliche Steigerung des Wachstums ist aber für die Interpretation der im folgenden wiedergegebenen Resultate belanglos, da die Versuche meist abgeschlossen waren, bevor diese Wachstumszunahme grössere Beträge erreicht hatte, und ausserdem die durch die Wuchsstoffeinwirkung bedingte Wachstumsförderung *wesentlich* grösser ist als die natürliche Wachstumszunahme. In Fig. 11 ist das Resultat einer Wachstumsbestimmung an einer *unbehandelten* Wurzel dargestellt. Die Kurve

zeigt, dass nach etwa 8 Stunden die anfängliche Wachstumsverminderung abgeklungen ist und die Wurzel während der übrigen Dauer des Versuches ziemlich gleichmässig weiterwächst. Dementsprechend wurden die Wurzeln jeweils bereits während etwa 12 Stunden vor Beginn des Versuches im Glasrohr wachsen gelassen.

Die Streuung der Werte für die *Einzelmessungen*, die durch die natürlichen Wachstumsschwankungen der Wurzel und die Fehler der



Figur 11.

Wachstumsverlauf einer unbehandelten Maiswurzel im Einzelversuch. Zuwachsmessung mit dem Horizontalmikroskop (siehe Fig. 2). Gestrichelte Linie: Mittelwert aller Messungen einer Messperiode.

$$\sigma \text{ (mittlerer Fehler der Einzelmessung)} = \pm\sqrt{\frac{\Sigma f^2}{n-1}}$$

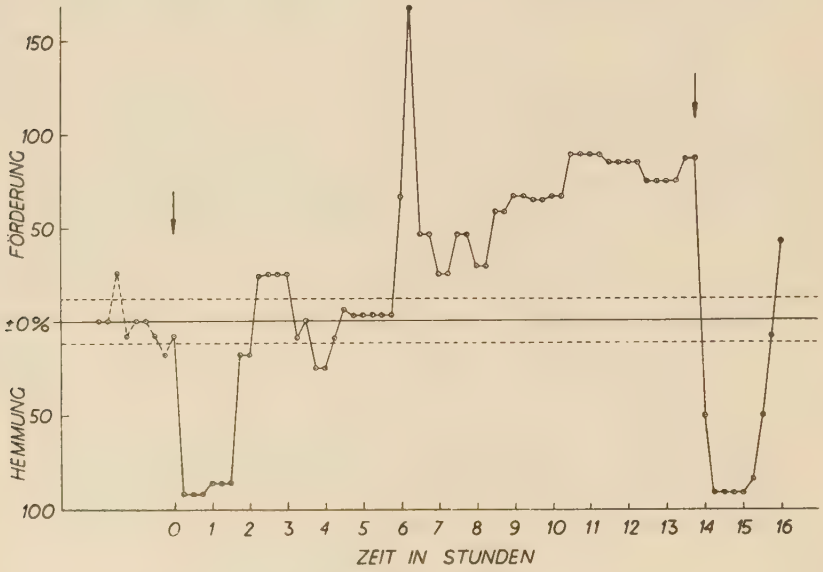
Messmethode bedingt ist, betrug in den einzelnen Versuchen 4—12 % des Mittelwertes aller Messungen des Zuwachses vor der Wuchsstoffzugabe. Dieser mittlere Zuwachs pro ¼ Stunde diente als Bezugsgrösse zur Berechnung der Wuchsstoffwirkung.

In den Fig. 12—15 sind einige Beispiele der erhaltenen Resultate dargestellt. Fig. 12 zeigt den Reaktionsablauf nach 120 Sekunden dauernder Einwirkung einer $2{,}86 \cdot 10^{-5}$ mol Heteroauxinlösung. Die Kurve weist deutlich drei Abschnitte auf. Schon kurze Zeit nach der Wuchsstoffzugabe ist das Wachstum um etwa 90 % gehemmt; die Hemmung dauert einige Zeit an und geht dann rasch zurück. Die nun folgende « Uebergangsperiode » ist dadurch charakterisiert, dass das Wachstum mehr oder weniger gleichförmig — ungefähr den Wachstumswerten vor der Wuchsstoffbehandlung entsprechend — weitergeht. Darauf setzt die Wachstums*förderung* ein; sie erreicht rasch ein Maximum, das jedoch nur kurze Zeit andauert und in eine zuerst schwächere, dann wieder stärkere Förderung übergeht.[1] Es mag hier gleich erwähnt

[1] Auf die in Fig. 12 ebenfalls dargestellte zweite Wuchsstoffzugabe wird im Zusammenhang mit ähnlichen Versuchen später eingegangen (S. 468).

werden, dass ein Förderungsmaximum immer festgestellt wurde, allerdings in Grad und Dauer etwa von dem in Fig. 12 dargestellten verschieden; die anschliessende « Restförderung » war dagegen oftmals nur gering.

Fig. 13 zeigt die Wirkung einer zehnmal schwächeren Konzentration (Behandlungsdauer : 10 Sekunden). Die drei Hauptperioden : Hem-



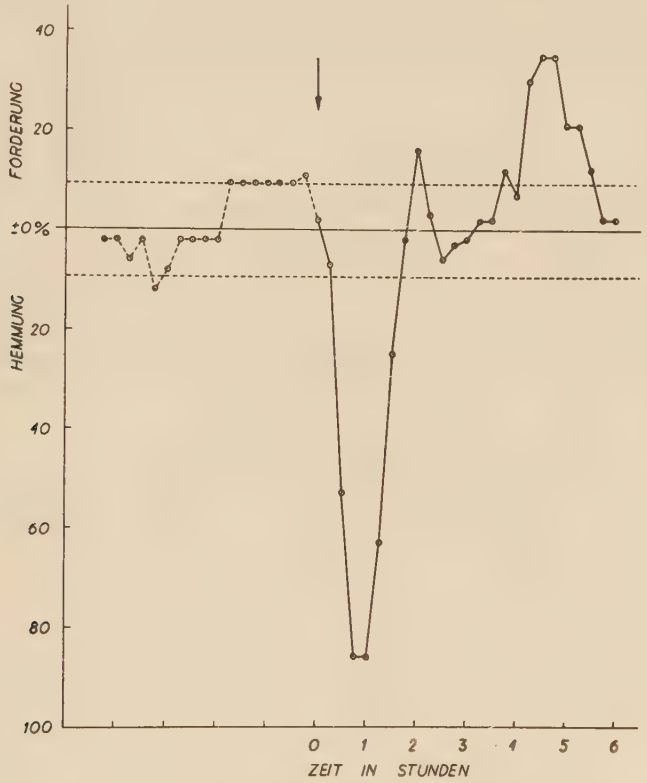
Figur 12.

Ablauf der Wachstumsreaktion nach Wuchsstoffzugabe (↓).
Wuchsstoff : $2{,}86 \cdot 10^{-5}$ mol Heteroauxin.
Behandlungszeit : 120 Sek.
(Zwischen den gestrichelten Linien : Bereich von $\pm\ \sigma$, dem mittleren Fehler der Einzelmessung.)

mung, « Uebergang » und Förderung treten auch in diesem Falle auf. Die in Fig. 14 dargestellten Kurven ($2{,}86 \cdot 10^{-7}$, resp. $2{,}86 \cdot 10^{-8}$ mol Heteroauxin) zeigen einen wesentlich veränderten Charakter. Hemmung und Förderung sind zwar ebenfalls vorhanden; aber die Uebergangsperiode *fehlt*. Dasselbe Bild wird erhalten, wenn bei einer $2{,}86 \cdot 10^{-5}$ mol Lösung die Behandlungszeit auf ca. 2 Sekunden beschränkt wird (Fig. 15).

Diese wenigen Beispiele zeigen, dass die Geschwindigkeit, mit der die einzelnen Phasen der Wachstumsreaktion durchlaufen werden, einerseits durch die verwendete Wuchsstoffkonzentration, anderseits durch die Länge der Behandlungszeit bestimmt wird. Konzentration und Behandlungszeit bestimmen offenbar in der Hauptsache die aufgenommene Wuchsstoffmenge, wobei aber die Wuchsstoffkonzentration einen stär-

keren Einfluss ausübt. Ist die aufgenommene Wuchsstoffmenge sehr gering — sei es durch Verwendung einer schwachen Konzentration oder durch sehr kurze Einwirkung einer starken Lösung — so gehen Hemmung und Förderung *unmittelbar ineinander über*. Bei grösseren Wuchsstoffmengen ist zwischen Hemmung und Förderung eine Uebergangsperiode eingeschoben.



Figur 13.
Ablauf der Wachstumsreaktion nach Wuchsstoffzugabe (↓).
Wuchsstoff: $2{,}86 \cdot 10^{-6}$ mol Heteroauxin.
Behandlungszeit: 10 Sek.
(Zwischen den gestrichelten Linien: Bereich von $\pm \sigma$, dem mittleren Fehler der Einzelmessung.)

Es stellt sich nun die Frage, ob nicht die Möglichkeit besteht, durch nähere Analyse dieser drei Wachstumsperioden, speziell durch Berücksichtigung des *Grades* und der *Dauer* der Wuchsstoffwirkung zu einer genaueren Kenntnis des Reaktionsmechanismus zu gelangen.

Diese Werte unterliegen, wie es nicht anders zu erwarten ist, gewissen Schwankungen; trotzdem liessen sich für die Dauer der Hem-

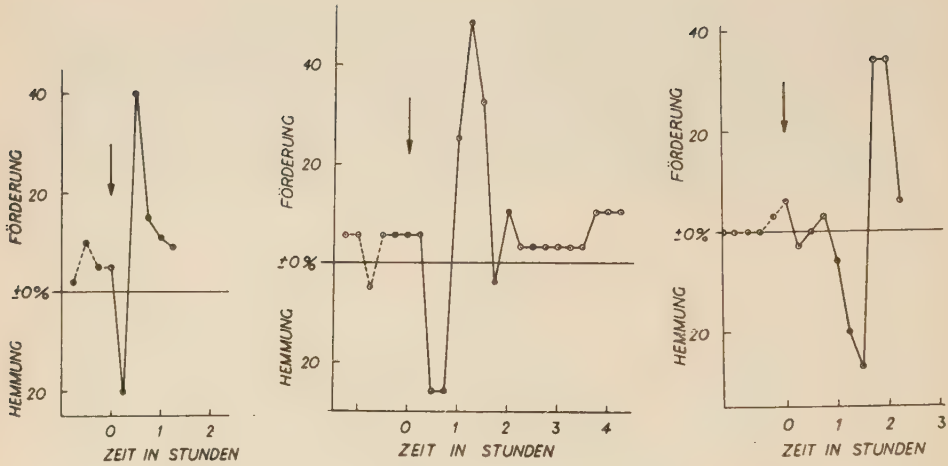


Fig. 14 a Fig. 14 b Fig. 14 c

Figur 14.

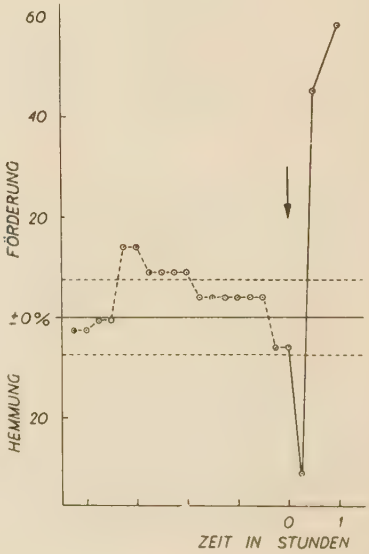
Ablauf der Wachstumsreaktion bei verschiedenen Wuchsstoffkonzentrationen und Behandlungszeiten.

Wuchsstoff: Heteroauxin.

Fig. 14 *a*: bei ↓ 20 Sek. $2{,}86 \cdot 10^{-8}$ mol

Fig. 14 *b*: bei ↓ 15 Sek. $2{,}86 \cdot 10^{-7}$ mol

Fig. 14 *c*: bei ↓ 2 Sek. $2{,}86 \cdot 10^{-7}$ mol



Figur 15.

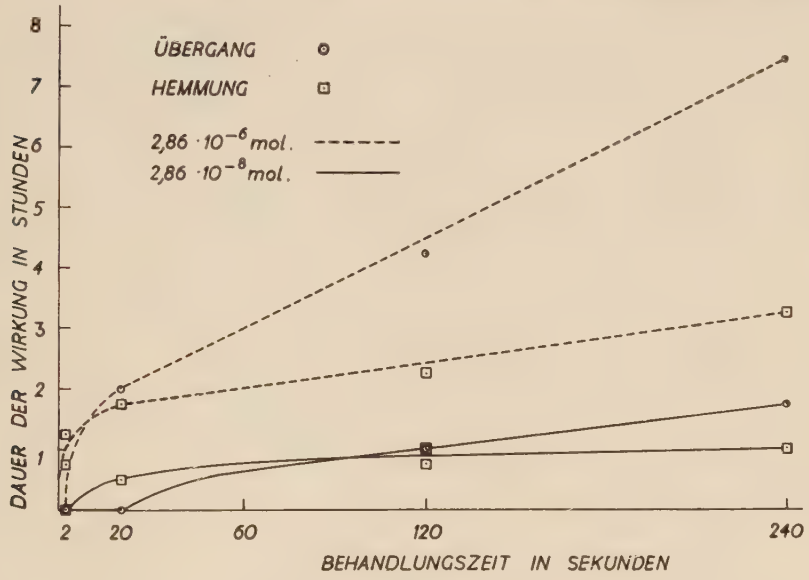
Ablauf der Wachstumsreaktion nach Wuchsstoffzugabe (↓).

Wuchsstoff: $2{,}86 \cdot 10^{-5}$ mol Heteroauxin.

Behandlungszeit: 2 Sek.

(Zwischen den gestrichelten Linien: Bereich von $\pm \sigma$, dem mittleren Fehler der Einzelmessung.)

mungs- und Uebergangsperiode in Abhängigkeit von Konzentration und Behandlungszeit gewisse Gesetzmässigkeiten auffinden. Bei der Förderung dagegen zeigten sich stärkere Schwankungen, sowohl was Grad als auch was Dauer anbetrifft; ihre Ursachen konnten nicht ergründet werden. Immerhin scheint aus den Versuchen hervorzugehen, dass die Dauer des Förderungsmaximums mit höheren Konzentrationen zunimmt.

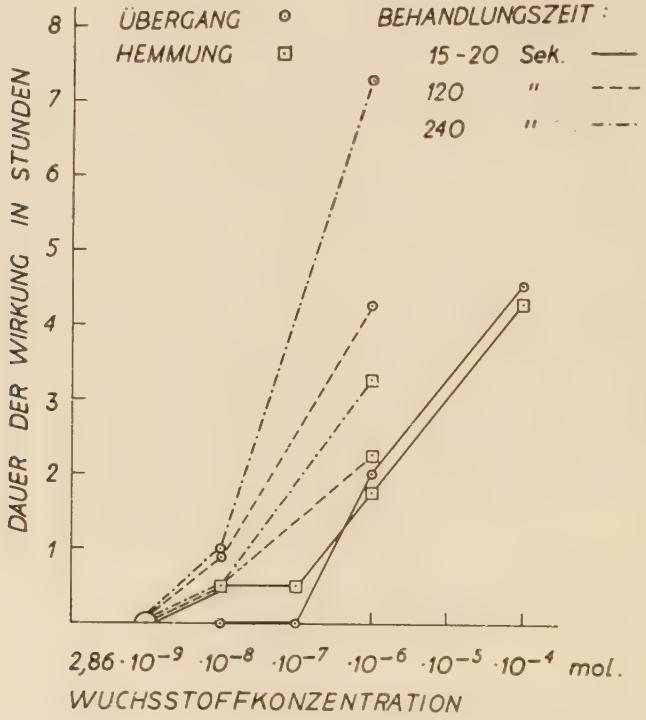


Figur 16.

Abhängigkeit der Wirkungsdauer von Behandlungszeit und Wuchsstoffkonzentration.
Wuchsstoff: Heteroauxin.

Die Abhängigkeit der Hemmungs- und Uebergangsperiode von der Behandlungszeit ist in Fig. 16 dargestellt. Die Dauer der Hemmung zeigt bei beiden dargestellten Konzentrationen ($2{,}86 \cdot 10^{-6}$ und $2{,}86 \cdot 10^{-8}$ mol) mit gesteigerter Behandlungszeit eine Zunahme; im Bereiche kurzer Behandlungszeiten erfolgt zudem diese Zunahme rascher als bei längeren. Die Dauer der Uebergangsperiode nimmt ebenfalls mit steigender Behandlungszeit, aber in stärkerem Masse zu. Interessant ist der *Vergleich* zwischen Uebergangsperiode und Hemmung. Bei 2 Sekunden dauernder Behandlung mit $2{,}86 \cdot 10^{-8}$ mol Wuchsstofflösung tritt überhaupt keine Reaktion ein. Steigert man die Behandlungszeit auf 20 Sekunden, so tritt wohl eine Hemmung während einer halben Stunde auf, sie schlägt aber sofort in eine Förderung um. Eine Uebergangsphase tritt also gar nicht auf. Wird die Behandlungszeit weiter verlängert, so

zeigt sich, dass schliesslich die Uebergangsperiode länger andauert als die Hemmung. Die gleiche Gesetzmässigkeit, nur graduell etwas verschieden, tritt auch bei Verwendung einer $2{,}86 \cdot 10^{-6}$ mol Lösung auf. Immer nimmt bei längerer Behandlungszeit die Dauer der Uebergangsperiode *rascher* zu als die Dauer der Hemmung. Bei ganz kurzer Wuchsstoffeinwirkung ist die Dauer der Hemmung grösser als die Dauer der Uebergangsphase.

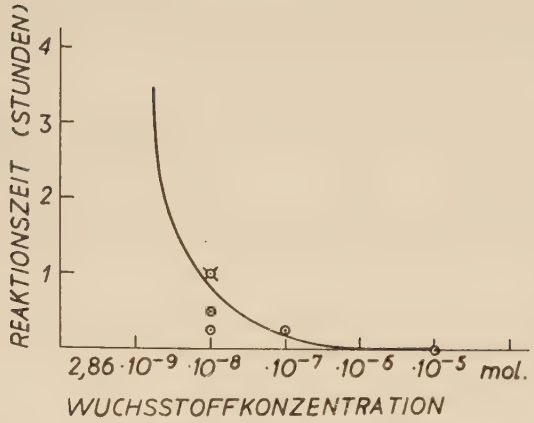


Figur 17.

Abhängigkeit der Wirkungsdauer von Wuchsstoffkonzentration und Behandlungszeit.

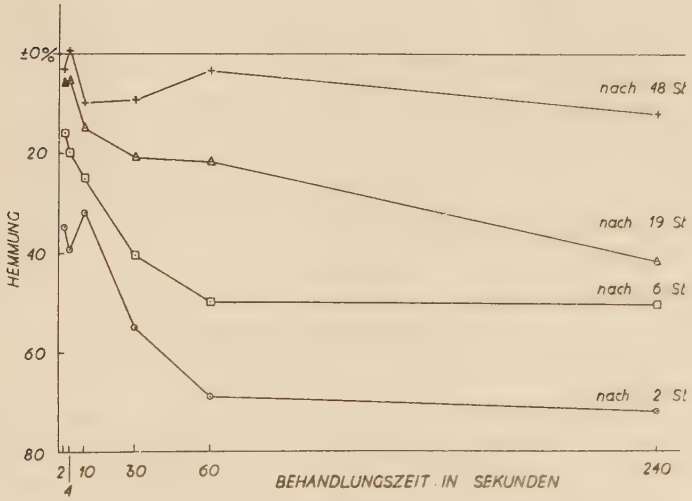
Wuchsstoff: Heteroauxin.

Tragen wir die Wirkungsdauer in Abhängigkeit zur Konzentration auf (Fig. 17), so zeigt sich mit zunehmender Wuchsstoffkonzentration eine Zunahme der Dauer der Wirkung: der Hemmung sowohl, wie des Uebergangs. Bei 60 und 240 Sekunden langen Behandlungszeiten nimmt die Dauer der Uebergangsperiode rascher zu als die Dauer der Hemmung. Für kürzere Behandlungszeiten (15—20 Sekunden) erfolgt jedoch die Steigerung der Hemmungsdauer ungefähr gleich rasch wie



Figur 18.

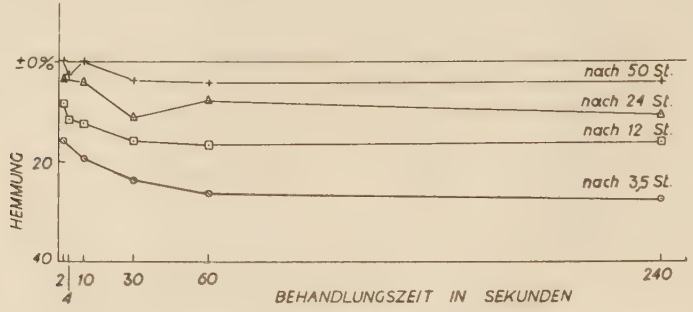
Abhängigkeit der Reaktionszeit von der Wuchsstoffkonzentration.
Wuchsstoff: Heteroauxin.
Behandlungszeit: 15—20 Sek.
(Der speziell bezeichnete Wert für $2{,}86 \cdot 10^{-8}$ mol entspricht zwei Messwerten.)



Figur 19.

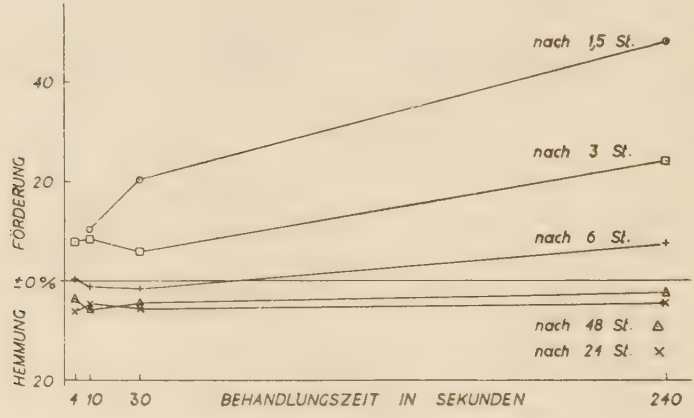
Wuchsstoffwirkung in Abhängigkeit von Behandlungszeit und Versuchsdauer (2—48 Stunden).
Wuchsstoff: $2{,}68 \cdot 10^{-5}$ mol α-Naphthylessigsäure.

bei der Uebergangsphase; bei geringeren Konzentrationen überwiegt allerdings die Dauer der Hemmung.



Figur 20.

Wuchsstoffwirkung in Abhängigkeit von Behandlungszeit und Versuchsdauer (3,5—50 Stunden).
Wuchsstoff: $2{,}68 \cdot 10^{-7}$ mol α-Naphthylessigsäure.



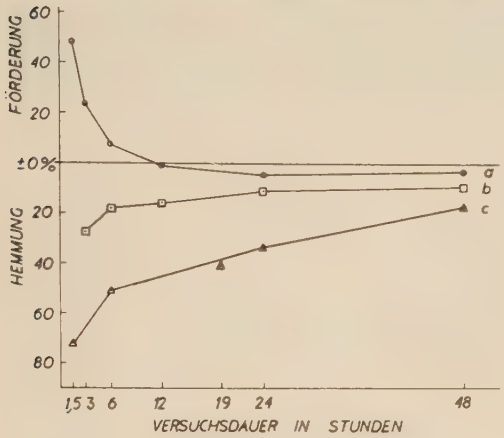
Figur 21.

Wuchsstoffwirkung in Abhängigkeit von Behandlungszeit und Versuchsdauer (1,5—48 Stunden).
Wuchsstoff: $2{,}68 \cdot 10^{-9}$ mol α-Naphthylessigsäure.

Aus dem bisher Gesagten geht weiter hervor, dass Heteroauxin offenbar sehr rasch von der Pflanze aufgenommen wird,[1] da schon wenige Sekunden dauernde Behandlung mit genügend hohen Konzentrationen starke Hemmungen hervorruft. Besonders deutlich geht dies

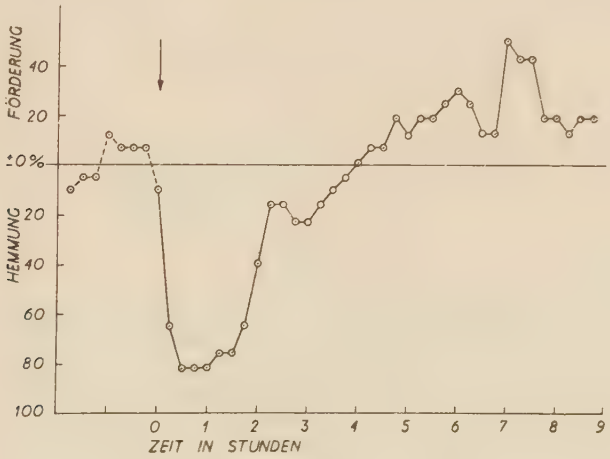
[1] Orientierende, unveröffentlichte Versuche von Prof. Geiger-Huber 1937 in Helsinki an Zellen von Tolypellopsis (Characeae) ergaben z. B., dass schon nach etwa zwei Minuten die Hälfte des zur Erlangung der Gleichgewichtskonzentration in der Zelle nötigen Heteroauxins aus der umgebenden Lösung verschwunden war.

aus den Fig. 12—14 hervor; in diesen Fällen treten schon in der ersten Viertelstunde nach der Wuchsstoffzugabe deutliche bis sehr starke



Figur 22.
Abhängigkeit der Wuchsstoffwirkung von der Versuchsdauer.
Wuchsstoff: α-Naphthylessigsäure.
a: $2{,}68 \cdot 10^{-9}$ mol
b: $2{,}68 \cdot 10^{-7}$ mol
c: $2{,}68 \cdot 10^{-5}$ mol

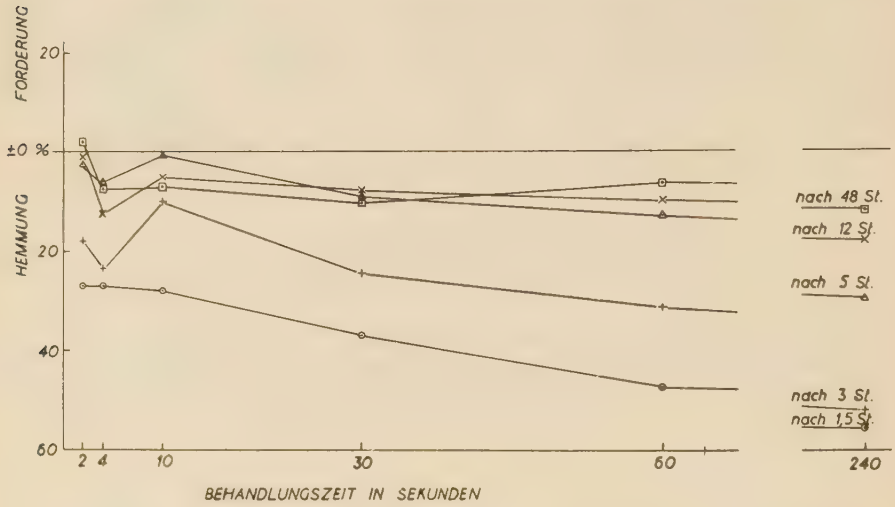
Hemmungen auf. Wird die Wuchsstoffkonzentration vermindert, so verstreicht aber eine gewisse Zeit bis zum Reaktionseintritt. In Fig. 18 ist die Beziehung zwischen *Wuchsstoffkonzentration* und Zeitpunkt des



Figur 23.
Ablauf der Wachstumsreaktion n. Wuchsstoffzugabe (↓).
Wuchsstoff: $2{,}68 \cdot 10^{-5}$ mol α-Naphthylessigsäure.
Behandlungszeit: 60 Sek.

Reaktionseintritts aufgetragen. (Der Kurvenverlauf entspricht dem Mittelwert.) Bei Verwendung von $2.86 \cdot 10^{-4}$. $\cdot 10^{-5}$ und $\cdot 10^{-6}$ mol Lösungen ist die Reaktionszeit annähernd null. d. h. am Ende des ersten Messintervalles von 15 Min.. das nicht kürzer gewählt werden konnte.

sind bereits maximale Hemmungen aufgetreten. Bei verminderter Wuchsstoffkonzentration ($2{,}86 \cdot 10^{-7}$ mol) tritt die Reaktion erst *nach* Ablauf einer Viertelstunde ein. Bei Einwirkung einer $2{,}86 \cdot 10^{-8}$ mol Lösung verstreichen durchschnittlich ¾ Stunden, bis eine Hemmung auftritt; $2{,}86 \cdot 10^{-9}$ mol Heteroauxin ergibt überhaupt keine Reaktion mehr, d. h. der Zeitpunkt des Reaktionseintritts liegt im Unendlichen.



Figur 24.

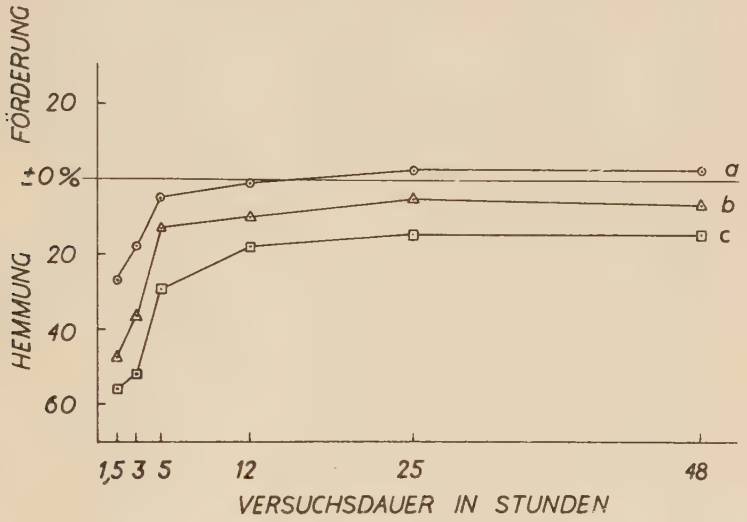
Wuchsstoffwirkung in Abhängigkeit von der Behandlungszeit und Versuchsdauer (1,5—48 Stunden).
Wuchsstoff: $3{,}38 \cdot 10^{-5}$ mol cis-Zimtsäure.

Zusammenfassend lässt sich sagen:

1. dass die Hemmung abnimmt, eine Uebergangsphase durchläuft und schliesslich in eine Förderung übergeht,
2. dass die Dauer der Uebergangsphase sowie die Dauer der Hemmung bei Erhöhung der einwirkenden Konzentration und bei Verlängerung der Behandlungszeit zunimmt,
3. dass die Dauer der Uebergangsphase in allen Fällen stärker zunimmt als die Dauer der Hemmung,
4. dass die Reaktionszeit mit verminderter Wuchsstoffkonzentration zunimmt.

b) Versuche mit andern Wuchsstoffen.

Würgler (1942) stellte bei der Untersuchung der Wirkung verschiedener Wuchsstoffe auf das Wurzelwachstum dieselbe Gesetzmässigkeit fest, die für Heteroauxin bekannt ist: niedrige Konzentrationen fördern das Wachstum von Wurzeln, hohe Konzentrationen hemmen es.



Figur 25.

Abhängigkeit der Wuchsstoffwirkung von der Versuchsdauer.
Wuchsstoff: $3{,}38 \cdot 10^{-5}$ mol cis-Zimtsäure.
a: Behandlungszeit 2 Sek.
b: Behandlungszeit 60 Sek.
c: Behandlungszeit 240 Sek.

Es war deshalb von Interesse zu erfahren, ob die Wirkungsweise bei kurzfristiger Darbietung anderer Wuchsstoffe dieselbe ist wie bei Heteroauxin und ob der Ablauf der durch die Wuchsstoffzugabe bedingten Wachstumsreaktion die gleiche Gesetzmässigkeit zeigt wie dort. Diese vergleichenden Versuche wurden mit α-Naphthylessigsäure, β-Indolpropionsäure und cis-Zimtsäure (Smp. 67° C) durchgeführt.

In Fig. 19 und 20 ist die Abhängigkeit des Hemmungsgrades von der Behandlungszeit für die Konzentrationen $2{,}68 \cdot 10^{-5}$ resp. $2{,}68 \cdot 10^{-7}$ mol *α-Naphthylessigsäure* dargestellt. Aehnlich wie bei Heteroauxin steigt auch hier im Bereich sehr kurzer Behandlungszeiten die Wirkung rasch an; wird die Behandlungszeit verlängert, so nimmt die Wirkung nur noch wenig zu. Der Hemmungsgrad ist auch hier keine absolute Grösse, sondern er ändert sich mit der Dauer des Versuches. Wird dieser

ausgedehnt, so geht die Hemmung zurück. Bei Verwendung einer niedrigen Konzentration ($2{,}86 \cdot 10^{-9}$ mol) ergab sich bei allen untersuchten Behandlungszeiten (2—240 Sekunden) Wachstums*förderung* (Fig. 21). Mit zunehmender Versuchsdauer nimmt der Grad der Wirkung ab, wobei die Abnahme der Förderung rasch erfolgt, während der Rückgang der Hemmung wesentlich längere Zeit beansprucht (Fig. 22).

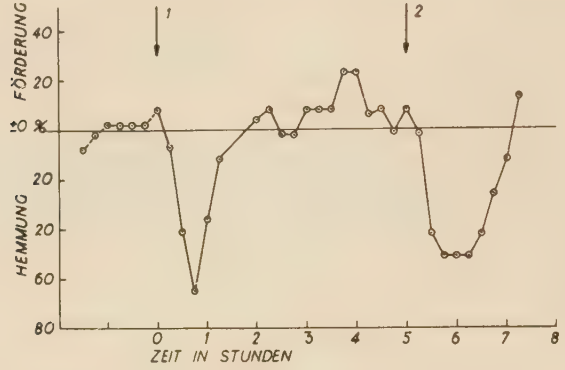


Fig. 26 a

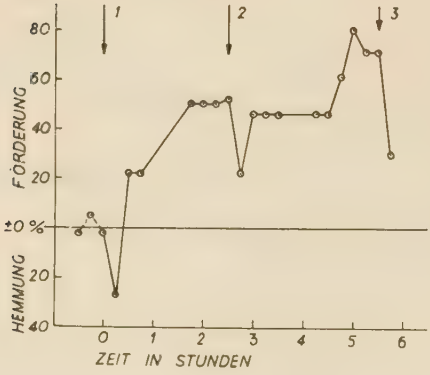


Fig. 26 b

Figur 26.

Ablauf der Wachstumsreaktion nach mehrfacher Wuchsstoffzugabe (↓).

Wuchsstoff: $3{,}38 \cdot 10^{-5}$ mol cis-Zimtsäure.

Fig. 26 a: ↓ 1: Behandlungszeit 10 Sek.

↓ 2: Behandlungszeit 30 Sek.

Fig. 26 b: ↓ 1, ↓ 2, ↓ 3: je 2—3 Sek. dauernde Behandlung.

Alle Werte sind auf das Wachstum vor der 1. Wuchsstoffzugabe bezogen.

Die Hemmung scheint hier auch länger als bei Heteroauxin zu dauern, während der erreichte Hemmungsgrad ungefähr gleich gross ist. Der in Fig. 23 dargestellte Reaktionsverlauf zeigt dieselbe Gesetzmässigkeit wie beim Heteroauxin. Zwischen Hemmung und Förderung schaltet sich auch hier eine, allerdings weniger deutlich ausgeprägte, Uebergangsphase ein. Ob diese Differenzen gegenüber der Wirkung von Heteroauxin aber

Figur 27.
Ablauf der Wachstumsreaktion n. Wuchsstoffzugabe (↓).
Wuchsstoff: 2,75 · 10⁻⁵ mol β-Indolpropionsäure.
Behandlungszeit: 120 Sek.

als typische Unterschiede zu bewerten sind, müssen spätere Untersuchungen zeigen.

Die Versuche mit cis-*Zimtsäure* führten zu ähnlichen Ergebnissen; sie sind in Fig. 24—26 dargestellt. Bei Versuchen mit diesem Wuchsstoff wurde auch die Frage behandelt, ob und wieweit die Empfindlichkeit und Reaktionsfähigkeit der Wurzel bei aufeinanderfolgenden Wuchsstoffzugaben erhalten bleibt. In allen untersuchten Fällen zeigte es sich, dass durch mehrmalige kurzfristige Wuchsstoffzugaben weder die Reaktionsfähigkeit, noch die Empfindlichkeit verändert wird. Bei Wiederholung der Wuchsstoffbehandlung tritt nämlich die Wirkung ebenso rasch und intensiv ein wie bei der ersten Wuchsstoffzugabe (Fig. 26). Für Heteroauxin ist ein solcher Versuch in Fig. 12 dargestellt.

Die Versuche mit *β-Indolpropionsäure* zeichneten sich dadurch aus, dass die Wirkung hinsichtlich Dauer und Grad unregelmässig war und ziemlichen Schwankungen unterlag; die Ursachen konnten nicht festgestellt werden. Aehnliche Beobachtungen machte übrigens auch Würgler (1942) bei Dauerversuchen. Prinzipiell scheinen jedoch auch für β-Indolpropionsäure ähnliche Gesetzmässigkeiten zu bestehen, wie sie für die andern Wuchsstoffe erwähnt wurden. Auf Zugabe des Wuchsstoffes setzt eine ausgeprägte Hemmung ein, die dann abflaut

und in ein mehr oder weniger normales Wachstum übergeht (Fig. 27). Eine Förderung war nicht immer feststellbar. Bei sehr kurzer Behandlungszeit ist auch hier der erreichte Hemmungsgrad geringer als bei längerer Einwirkungszeit.

Allgemeine Betrachtungen.

Die beschriebenen Versuche und ihre Resultate ermöglichen eine Reihe interessanter Ausblicke. Voraussetzung für das Eintreten einer physiologischen Reaktion, in diesem Falle einer Veränderung der Wachstumsgeschwindigkeit, ist das Vorhandensein des wirkenden Stoffes an den Reaktionsorten. Die Reaktionsorte selbst sind allerdings vorerst noch unbekannt, doch dürften sie zweifellos im Protoplasma liegen. Eine Wirkung wird dann eintreten, wenn am Reaktionsort eine bestimmte Konzentration der wirksamen Substanz erreicht ist. Diese Konzentration ist u. a. bestimmt durch die Konzentration dieser Substanz in der Aussenlösung und durch die Behandlungszeit. Das rasche Eintreten der Wachstumshemmung nach der Wuchsstoffzugabe beweist 1. dass die Wuchsstoffe von der Zelle sehr rasch aufgenommen werden, was mit der hohen Lipoidlöslichkeit dieser Stoffe in Zusammenhang gebracht werden kann, und 2. dass die zur Auslösung der Reaktion benötigte Wuchsstoffkonzentration am Reaktionsort sehr rasch erreicht ist. Es ist interessant, dass die Stärke der Wachstumsreaktion in erster Linie von der Wuchsstoffkonzentration in der Aussenlösung abhängt; die Behandlungszeit ist nur insofern von Bedeutung, als eine gewisse Minimalzeit eingehalten werden muss, damit die zur vollen Wirkung notwendige Wuchsstoffmenge auch an den Reaktionsort transportiert werden kann. Dies geht deutlich aus der Tatsache hervor, dass bei kurzen Behandlungszeiten (2—20 Sekunden) die Wirkung sehr rasch zunimmt, während bei weiterer Erhöhung die Steigerung nur noch gering ist.

Andere wichtige Schlüsse ermöglicht die Tatsache, dass die anfängliche Wirkung, Hemmung oder Förderung, mit zunehmender Versuchsdauer wieder zurückgeht. Der aufgenommene Wuchsstoff wirkt irgendwie auf das Protoplasma, so dass als Folge eine entsprechende Wachstumsreaktion auftritt. Gleichzeitig erfolgt eine Gegenwirkung des Protoplasmas, die als « Inaktivierung » bezeichnet wird. Dieser Vorgang ist seinem Wesen nach unbekannt, so dass vorerst noch nicht entschieden werden kann, ob der Wuchsstoff dabei zerstört oder nur fixiert wird. Dass aber ein solcher Prozess besteht, zeigt der Rückgang der Wuchsstoffwirkung, unabhängig davon, ob es sich um eine Hemmung oder eine Förderung handelt (siehe auch Geiger-Huber und Burlet 1936, S. 240). Die Abnahme der Wirkung kann so erklärt werden, dass durch die « Inaktivierung » die Konzentration des Wuchs-

stoffes oder — eventuell — für die Wachstumsreaktion verantwortlicher Zwischenprodukte vermindert wird. Die Geschwindigkeit, mit der die Wuchsstoffwirkung zurückgeht, kann als Mass für die Geschwindigkeit der « Inaktivierung » angesehen werden. Soweit sich in den vorliegenden Untersuchungen feststellen liess, scheint die Geschwindigkeit des Hemmungsrückganges bei den verwendeten Wuchsstoffen etwas verschieden zu sein. Im Rückgang der Förderung konnten jedoch in dieser Hinsicht bisher keine Differenzen festgestellt werden.

Wird durch Verwendung einer entsprechenden Wuchsstoffkonzentration oder durch eine sehr kurze Behandlungszeit dafür gesorgt, dass die wirksame Konzentration am Reaktionsort nicht allzu gross ist, so geht der « Inaktivierungsvorgang » gleichmässig vor sich, d. h. die Hemmung schlägt direkt in eine Förderung um. Nimmt die Menge wirksamer Substanz am Reaktionsort zu, so wird zwischen Hemmung und Förderung eine Uebergangsphase eingeschoben, deren Dauer rascher ansteigt als die Dauer der Hemmung. Die Existenz und das Verhalten dieser Uebergangsphase bereitet einer Erklärung erhebliche Schwierigkeiten. Möglicherweise ist sie dadurch bedingt, dass der Inaktivierungsprozess eine Verlangsamung oder sogar einen Unterbruch erleidet. Denkbar ist auch eine Anhäufung von Inaktivierungsprodukten und eine daraus resultierende Blockierung der Reaktionsorte. Aus den vorliegenden Ergebnissen lassen sich keine Anhaltspunkte gewinnen, die zu einer Klärung dieser Frage führen könnten. Wie aus dem immer gleichen Ablauf der Wuchsstoffreaktion nach *mehrmaliger* kurzfristiger Behandlung hervorgeht, wird die Reaktionsfähigkeit der Zelle durch den « Inaktivierungsprozess » nicht geändert.

Zum Abschluss dieser Betrachtungen sei noch auf die graduellen Schwankungen der Wuchsstoffwirkung hingewiesen. Zwischen den verschiedenen Versuchen zeigten sich immer wieder Differenzen im Wirkungsgrad, obwohl die Versuchsbedingungen dieselben waren. Diese Beobachtung ist nicht neu, sondern ist bei Wuchsstoffuntersuchungen schon mehrfach gemacht worden. Söding und Funke (1941) versuchten die stark variierende Empfindlichkeit verschiedener Wuchsstoffteste mit meteorologischen Faktoren in Beziehung zu bringen. Sie kommen zum Schluss, dass die Empfindlichkeit gegenüber Wuchsstoff und wahrscheinlich die Wachstumsvorgänge der höheren Pflanzen überhaupt, nicht nur von Temperatur, Licht, Feuchtigkeitsverhältnissen usw., sondern ausserdem noch von unbekannten weiteren Faktoren abhängen. Entsprechende Beobachtungen sind auch bei der Anzucht der für die vorliegenden Versuche benötigten Keimpflanzen gemacht worden. Während des Sommers war das Wachstum der Keimwurzeln jeweils besser als im Herbst oder Winter. Es zeigten sich vielfach starke Krümmungen der auswachsenden Wurzeln und oft sogar ageotropisches Verhalten.

obwohl die Aufzucht immer unter denselben äusseren Bedingungen erfolgte.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

A. Methodisches.

1. Es wurde der Einfluss *kurzfristiger* Wuchsstoffbehandlungen von 2—240 Sekunden Dauer auf das Wachstum nicht dekapitierter Wurzeln von *Zea Mays* bei 20° C untersucht.
2. Die benützten Wuchsstoffe β-Indolessigsäure (Heteroauxin), α-Naphthylessigsäure, cis-Zimtsäure (Smp. 67°) und β-Indolpropionsäure kamen in Konzentrationen zur Anwendung, die bei dauernder Einwirkung das Wurzelwachstum hemmen; bei α-Naphthylessigsäure wurde auch eine fördernde Konzentration verwendet.
3. Es wurde eine Methode ausgearbeitet, welche erlaubt, die durch kurzfristige Wuchsstoffeinwirkung hervorgerufenen Wachstumsänderungen in kurzen Zeitintervallen zu messen und dadurch den Reaktionsablauf zu verfolgen.

B. Experimentelle Ergebnisse.

a) Versuche mit Heteroauxin.

1. Schon sehr kurze Einwirkungszeiten entsprechender Wuchsstoffkonzentrationen verursachen deutliche Wachstumshemmungen.
2. Bei Verlängerung der Behandlungszeit nimmt die Hemmung zuerst rasch, später nur noch schwach zu.
3. Mit zunehmender Dauer der Versuche verschwindet die anfängliche Hemmung und kann schliesslich in eine Förderung übergehen.
4. Der Rückgang der Hemmung erfolgt um so rascher, je kürzer die Behandlungszeit und je geringer die verwendete Wuchsstoffkonzentration ist.
5. Bei genauer Analyse des Reaktionsverlaufs können drei Perioden festgestellt werden : eine Periode der *Wachstumshemmung,* eine Periode des *Uebergangs,* in der das Wachstum ungefähr gleich stark ist wie bei unbehandelten Wurzeln, und eine Periode der *Wachstumsförderung.*
6. Bei verlängerter Behandlungszeit oder erhöhter Wuchsstoffkonzentration nimmt sowohl die Dauer der Wachstumshemmung wie auch der Uebergangsperiode zu; letztere allerdings in *stärkerem* Masse.
7. Bei hohen Konzentrationen ($2{,}86 \cdot 10^{-4}$, $\cdot 10^{-5}$ und $\cdot 10^{-6}$ mol Heteroauxin) beginnt die Wachstumshemmung unmittelbar nach

der Wuchsstoffzugabe; bei geringeren Konzentrationen verzögert sich der Reaktionseintritt.

8. Lässt man Wuchsstoff mehrmals hintereinander einwirken, so zeigt sich weder im Grad der Hemmung noch im Reaktionsablauf eine Veränderung.

b) Versuche mit anderen Wuchsstoffen.

1. Die Resultate der Versuche mit α-Naphthylessigsäure, cis-Zimtsäure und β-Indolpropionsäure lassen gleiche Gesetzmässigkeiten erkennen wie mit Heteroauxin; Differenzen zeigen sich bei der Geschwindigkeit des Hemmungsrückganges.
2. Im Gegensatz zur β-Indolessigsäure zeigte die β-Indolpropionsäure nur eine unregelmässige Wirkung; wenn eine Förderung überhaupt auftrat, so war sie schwach.

C. Theoretische Folgerungen.

1. Die Tatsache, dass schon äusserst kurze Behandlungszeiten (1—2 Sekunden) zu beträchtlichen Wirkungen führen beweist, dass die Wuchsstoffe auch aus verdünnten Lösungen sehr rasch in die Wurzel aufgenommen und an die Reaktionsorte geschafft werden.
2. Der festgestellte Reaktionsablauf spricht für das Vorhandensein eines « Inaktivierungsprozesses », auch bei der intakten Pflanze. Bei diesem Prozess wird offenbar die Konzentration der Wuchsstoffe oder entstehender Zwischenprodukte am Reaktionsort vermindert, was dann zu entsprechenden Wachstumsreaktionen (Rückgang der Hemmung, eventuelle Förderung und Rückgang dieser Förderung) führt.
3. Als Mass für die « Inaktivierungsgeschwindigkeit » kann die Geschwindigkeit dienen, mit der die Wirkung (Hemmung oder Förderung) zurückgeht.
4. Die bei Anwendung höherer Konzentrationen auftretende Uebergangsperiode spricht dafür, dass die « Inaktivierung » unter diesen Umständen eine Verzögerung oder sogar einen Unterbruch erfährt.
5. Obwohl sich gewisse Möglichkeiten ergeben, das Auftreten dieser Uebergangsperiode verständlich zu machen, stehen für eine eigentliche Erklärung doch noch zu wenig experimentelle Unterlagen zur Verfügung.

Die vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Basel ausgeführt; ihre Fertigstellung wurde durch mehrfache Militärdienstleistung des Verfassers verzögert. Herrn Prof. Dr. M. Geiger-Huber, unter dessen Leitung die Arbeit entstand, spreche ich für die wertvollen Anregungen und die tatkräftige Unterstützung während der Ausführung der Untersuchungen meinen herzlichsten Dank aus.

Herrn Prof. Dr. G. Senn, dem Vorsteher des Instituts, danke ich für das grosse Interesse, mit dem er die Fortschritte der Arbeit verfolgte, und für die Ueberlassung der Mittel des Instituts.

Weiterhin danke ich Herrn E. Spaar, Abwart des Instituts, für die Anfertigung der photographischen Aufnahmen, und dem Verband landwirtschaftlicher Genossenschaften des Kantons St. Gallen für die kostenlose Zusendung von erstklassigem Mais.

Basel, Botanisches Institut der Universität
April 1942.

Zitierte Literatur.

1936 Amlong, H. A. Zur Frage der Wuchsstoffwirkung auf das Wurzelwachstum. Jahrb. f. wiss. Bot. **83,** 773—780.

1936 Boysen-Jensen, P., Ueber die Verteilung der Wuchsstoffe in Keimstengeln und Wurzeln während der phototropischen und geotropischen Krümmung. Kgl. Dansk. Vidensk. Selskab. Biol. Medd. XIII, 1—31.

1940 Burlet, E., Ueber die pflanzliche Organkultur und ihre Anwendung bei physiologischen Untersuchungen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **50**, 519—544. (Diss. Univ. Basel.)

1924 Cholodny, N., Ueber die hormonale Wirkung der Organspitze bei der geotropischen Krümmung. Ber. deutsch. Bot. Ges. **42,** 356—362.

1928 — Beiträge zur hormonalen Theorie der Tropismen. Planta **6,** 118—134.

1929 — Einige Bemerkungen zum Problem der Tropismen. Planta **7,** 461—481.

1933 Clark, A. J., The mode of action of drugs on cells. Arnold & Co., London.

1935 Czaja, A. Th., Wurzelwachstum, Wuchsstoff und die Theorie der Wuchsstoffwirkung. Ber. deutsch. Bot. Ges. **53,** 221—245.

1936 Fiedler, H., Entwicklungs- und reizphysiologische Untersuchungen an Kulturen isolierter Wurzelspitzen. Zeitschr. f. Bot. **30,** 385—436.

1936 Geiger-Huber, M. und Burlet, E., Ueber den hormonalen Einfluss der β-Indolylessigsäure auf das Wachstum isolierter Wurzeln in Organkultur. Jahrb. f. wiss. Bot. **84,** 233—253.

1932 Gorter, Ch., Groeistofproblemen bij wortels. Diss. Utrecht.

1936 Jost, L. und Reiss, E., Zur Physiologie der Wuchsstoffe. III. Zeitschrift f. Bot. **31,** 65—94.

1936 Nagao, M., Studies on the growth hormones of plants. I. The production of growth substance in root tips. Sci. Rep. of the Tôhoku Imp. Univ. IV. Series, Biology, X, No. 4, 721—731.

1937 — Studies on the growth hormones of plants. III. The occurrence of growth substance in isolated root grown under sterile conditions. Sci. Rep. of the Tôhoku Imperial Univ. IV. Series, Biology, XII, No. 7, 191—193.

1930 Nielsen, N., Untersuchungen über einen neuen wachstumsregulierenden Stoff: Rhizopin. Jahrb. f. wiss. Bot. **73,** 125—191.

1937 van Raalte, M. H., On factors determining the auxin content of the root tip. Diss. Utrecht.

1922 Robbins, W. J., Cultivation of excised root tips and stem tips under sterile conditions. Bot. Gazette **73,** 367—390.

1941 Söding, H. und Funke, H., Ueber Empfindlichkeitsschwankungen des Hafertestes und ihre Beziehung zu Wetterfaktoren. Jahrb. f. wiss. Bot. **90,** 1—24.

1934 Thimann, K. V., Studies on the growth of plants. VI. The distribution of the growth substance in plant tissues. Journ. gen. Physiol. **18,** 23—34.

1932 Went, F. W., Eine botanische Polaritätstheorie. Jahrb. f. wiss. Bot. **76,** 528—557.

1942 Würgler, W., Ueber das Wachstum isolierter Wurzeln und seine Beeinflussung durch Wirkstoffe. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **52,** 239—271. (Diss. Univ. Basel).

Curriculum vitae.

Ich, *Albert Emil Gast,* wurde am 20. Juli 1913 in Walzenhausen (Kt. Appenzell A.-Rh.) geboren. Meine Eltern sind Albert Gast, Lehrer, von Basel, und Elise Gast, geb. Blatter.

Ich durchlief in Basel die Primarschule, die Untere und Obere Realschule und bestand im Frühjahr 1932 am Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Gymnasium die Maturitätsprüfung.

Meine Studien absolvierte ich an der Universität Basel. Vom Wintersemester 1936/1937 bis zum Herbst 1941 bekleidete ich die Stelle des 2. Assistenten am Botanischen Institut Basel. Im Frühjahr 1936 bestand ich das Mittellehrerexamen und 1938 erwarb ich nach bestandenen wissenschaftlichen und pädagogischen Prüfungen das Oberlehrerdiplom.

Während meiner Studienzeit besuchte ich die Vorlesungen und Kurse folgender Herren Professoren und Dozenten : Fichter, Geiger-Huber, Geigy, Gschwind, Hagenbach, Handschin, Häberlin, Jaeger, Portmann, Rupe, Schüepp, Senn, Vischer, Vosseler, Wehrli.

Vorliegende Dissertation verfasste ich unter Leitung von Herrn Prof. Dr. M. Geiger-Huber.

Allen meinen verehrten Lehrern danke ich bestens für die Förderung, die sie mir während meiner Studien haben angedeihen lassen.